

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
імені В. Н. КАРАЗІНА

**ЮХНО ЮЛІЯ ЮРІЇВНА**

УДК 582.736.3:575.113:577.175.1

**РІСТ, РОЗВИТОК ТА ФІТОГОРМОНАЛЬНИЙ СТАТУС ІЗОГЕННИХ  
ЗА *E*-ГЕНАМИ ЛІНІЙ СОЇ ЗА РІЗНОГО ФОТОПЕРІОДУ**

03.00.12 – фізіологія рослин

Автореферат

дисертації на здобуття наукового  
ступеня кандидата біологічних наук

**Харків – 2021**

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в Харківському національному університеті імені В. Н. Каразіна Міністерства освіти і науки України

**Науковий керівник:** доктор біологічних наук, професор  
**Жмурко Василь Васильович**,  
Харківський національний університет  
імені В. Н. Каразіна,  
декан біологічного факультету.

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор  
**Кірізій Дмитро Анатолійович**,  
Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,  
провідний науковий співробітник відділу фізіології та  
екології фотосинтезу;

доктор біологічних наук, старший науковий  
співробітник  
**Веденічова Ніна Петрівна**,  
Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного  
Національної академії наук України,  
провідний науковий співробітник відділу  
фітогормонології.

Захист відбудеться «13» травня 2021 р. о 14:30 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради К 64.051.32 Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна за адресою: 61022, м. Харків, майдан Свободи, 4, ауд. 3-18.

З дисертацією можна ознайомитись у Центральній науковій бібліотеці Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна за адресою: 61022, м. Харків, майдан Свободи, 4.

Автореферат розісланий «12» квітня 2021 р.

Учений секретар  
спеціалізованої вченої ради

Ольга УТЕВСЬКА

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Обґрунтування вибору теми дослідження.** Соя – важлива продовольча та технічна культура, вивчення генетичного контролю росту, розвитку та перебігу фізіолого-біохімічних процесів якої є необхідною основою селекції для отримання високопродуктивних сортів, які адаптовані до різних кліматичних регіонів. Для цієї культури характерна висока екологічна пластичність, яка в значній мірі обумовлена її чутливістю до тривалості фотоперіоду (Жмурко, 2009). Соя за походженням короткоденна рослина, однак деякі сорти мають нейтральну реакцію на тривалість дня (Лещенко, 1986). Вважається, що такі відмінності у фотоперіодичній чутливості різних сортів сої обумовлені станом (домінантний/рецесивний) окремих генів *E* (Upadhyay et al., 1994; Cober et al., 1996, Wang Y., 2008).

На даний час виявлені основні фенотипові прояви ефектів цих генів на тривалість фаз онтогенезу сої, а також деякі молекулярно-генетичні механізми експресії цих генів за різної тривалості фотоперіоду (Bernard, 1971; McBlain et al., 1987; Cober et al., 1996, Saindon et al., 1989, Cober et al., 2001). Однак переважна більшість досліджень була спрямована на вивчення процесів, які відбуваються впродовж цвітіння і пов'язані з формуванням врожаю (Han et al., 1995; Zhang et al., 1999). При цьому фізіологічні аспекти ефектів *E*-генів на ростові процеси та формування структурної біомаси рослин сої впродовж вегетативної фази за різного фотоперіоду майже не досліджені.

На даний час також залишається нез'ясоване питання щодо зв'язку вмісту і активності фітогормонів з процесами росту і розвитку сої залежно від стану генів *E*. Достатньо широко у літературі описана роль фітогормонів у процесах росту рослин, а також вплив окремих груп фітогормонів, в основному гіберелінів, на перехід до цвітіння (Blazquez et al., 2002; King et al., 2003). Однак більшість досліджень стосується довгоденних рослин, зокрема модельного об'єкту дослідження генетичної регуляції переходу до цвітіння арабідопсису (*Arabidopsis thaliana*) (Mutasa-Gottgens et al., 2009; D'Aloila et al., 2011). У окремих роботах показана участь деяких груп фітогормонів, здебільше ІОК та АБК, в процесах регуляції розвитку короткоденної сої, зокрема їх вплив на експресію окремих генів, у тому числі тих, що детермінують флоральний морфогенез (Razem et al., 2006; Vanneste, 2009; Wong CE. et al., 2013). Однак ці данні не розкривають можливого зв'язку між рівнем та балансом фітогормонів і станом генів *E*, через те, що вони отримані у дослідках з сортами сої, у яких ці гени не ідентифіковані. Також досі не вивчене питання щодо взаємозв'язку між генами *E* і гормональною системою в регуляції розвитку сої за умов різної тривалості фотоперіоду та характер ростових процесів при цьому. Однак дослідження у цьому напрямі важливі для поглиблення існуючих уявлень про біологічну природу фотоперіодизму, закономірності генетичного контролю та фітогормональної регуляції фотоперіодичної реакції рослин.

Зважаючи на це, для вивчення взаємозв'язку між системою *E*-генів і гормональною системою в регуляції темпів розвитку та характеру ростових процесів сої за умов різної тривалості фотоперіоду адекватною моделлю можуть бути ізогенні за генами *E* лінії сої, які різняться тільки за алельним станом (домінантний/рецесивний) окремих генів *E*.

Викладене дало підставу для припущення, що ефекти генів *E* на розвиток рослин сої за різного фотоперіоду можуть здійснюватися опосередковано, через участь у регуляції фітогормонального балансу (статусу).

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертація виконувалась у рамках держбюджетних тем НДР кафедри фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна: «Дослідження фізіолого-біохімічних механізмів адаптації рослин та мікроорганізмів до чинників довкілля», № Держреєстрації 0106U008157; «Дослідження генетичної детермінації фітогормональних і фітохромних механізмів регуляції розвитку рослин, їх взаємодії з мікроорганізмами за впливу окремих чинників довкілля», № Держреєстрації 0109U001340; та «Дослідження фізіолого-біохімічних та молекулярно-біологічних механізмів генетичного контролю розвитку та продукційного процесу сільськогосподарських культур» № Держреєстрації 0112U000101.

**Мета і завдання дослідження.** *Мета досліджень:* з'ясувати вплив тривалості фотоперіоду на ріст, розвиток, процеси морфогенезу, активність, вміст та баланс фітогормонів в листках і апікальних меристемах стебла у ізогенних за генами *E* ліній сої.

*Завдання дослідження:* встановити вплив різної тривалості фотоперіоду на:

- 1) швидкість переходу ізогенних ліній до цвітіння;
- 2) динаміку морфофізіологічних процесів у ізоліній;
- 3) вміст, активність та баланс фітогормонів у листках ізоліній;
- 4) вміст, активність і баланс фітогормонів в апікальних меристемах стебла;
- 5) з'ясувати зв'язок між фітогормональним балансом та станом *E* генів у ізогенних ліній сої за різного фотоперіоду.

**Об'єкт дослідження:** розвиток, динаміка ростових процесів, динаміка вмісту і активності індолілоцтової кислоти (ІОК), абсцизової кислоти (АБК) та гіберелінів (ГК) в листках і апікальних меристемах стебла (АМС) ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов.

**Предмет дослідження:** ефекти генів *E* на фітогормональну регуляцію росту і розвитку сої за різного фотоперіоду.

**Методи досліджень** – польові досліді – для визначення впливу тривалості фотоперіоду на ріст і темпи розвитку ізоліній, морфофізіологічні аналізи – для визначення динаміки ростових та асиміляційних процесів; фізіолого-біохімічні аналізи – для визначення вмісту та активності фітогормонів у органах рослин; методи математичної статистики.

**Наукова новизна отриманих результатів.** Уперше показана залежність інтенсивності ростових процесів, формування біомаси і динаміки асиміляційних показників від стану генів *E* ( $E1/e1$ ,  $E2/e2$ ,  $E3/e3$ ) у генотипі ізогенних ліній сої сорту Clark за різного фотоперіоду.

Вперше виявлено відмінності характеру впливу довгого (16 годин) і короткого (9 годин) фотоперіоду на вміст, активність і співвідношення ІОК, ГК і АБК у листках і АМС ізогенних за генами *E* ліній сої протягом вегетативної фази, що дозволило з'ясувати зміни балансу між накопиченням, відтоком та/або гідролізом їх під впливом різної тривалості фотоперіоду. Ефекти як довгого, так і короткого

фотоперіодів залежали від стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі, що свідчить про взаємозв'язок генетичного та фітогормонального контролю розвитку сої. Встановлена модифікуюча дія короткого фотоперіоду на прояв ефектів генів *E* відносно вмісту ІОК, ГК і АБК, а також їх балансу в листках та АМС досліджуваних ізогенних ліній. Сформульоване нове положення відносно того, що гени *E* можуть реалізовувати свої ефекти на ріст та розвиток сої через взаємодію з гормональною системою, зокрема, впливаючи на фітогормональний статус рослин.

**Практичне значення отриманих результатів.** Отриманні дані, що стосуються залежності темпів розвитку рослин сої від стану генів *E* (домінантний та/або рецесивний) можуть бути використані в селекції її сортів, адаптованих до різних кліматичних регіонів. Результати дослідження взаємозв'язку фотоперіодичної і фітогормональної регуляції ростових процесів і тривалості періоду до цвітіння сої можуть стати підґрунтям для розробки нових методів та агроприйомів регуляції темпів розвитку рослин сої. Отримані експериментальні дані та узагальнення мають важливе значення для розуміння механізмів регуляції росту і розвитку рослин сої.

Результати досліджень використовуються при викладанні нормативного курсу «Фізіологія та біохімія рослин», а також спеціальних курсів «Системність регуляції онтогенезу рослин» та «Сучасна фітогормонологія» на кафедрі фізіології і біохімії рослин та мікроорганізмів Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна, також вони слугували основою курсових, кваліфікаційних робіт бакалаврів та магістрів.

**Публікації.** Матеріали дисертації опубліковано в 21 наукових працях, серед яких 4 статті у фахових журналах України, 1 стаття у зарубіжному журналі, 1 стаття у зарубіжній монографії, 1 стаття, яка додатково відображає наукові результати дисертації і 14 публікацій в матеріалах конференцій.

**Особистий внесок здобувача.** Дисертант самостійно опрацювала наукову літературу за темою дисертації, обґрунтувала мету і задачі досліджень, оволоділа необхідними методами, спланувала і провела експериментальні дослідження, статистично проаналізувала результати дослідів. За участю наукового керівника проаналізувала отримані дані та підготувала наукові публікації.

**Апробація результатів дисертації.** Апробація матеріалів дисертації була проведена на дванадцяти наукових конференціях:

- XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (Tampere, Finland, 17-22 August 2008);

- I Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих учених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 23-26 лютого 2009 р.);

- XI конференції молодих вчених «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів» (Київ, 22-24 червня 2010 р.);

- X Українському біохімічному з'їзді (Одеса, 13-17 вересня 2010 р.);

- I конференції молодих вчених «Биология растений и биотехнология» (Біла Церква, 5-7 жовтня 2011 р.);

- VII Съезде Общества физиологов растений России «Физиология растений –

фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» (Нижний Новгород, Россия, 4-10 июля 2011 р.),

- II, III і VII Міжнародних конференціях молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 19-21 листопада 2007 р., 18-21 листопада 2008 р., 20-23 листопада 2012 р.),

- I і III Міжнародних наукових конференціях «Регуляція росту та розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти» (Харків, 13-15 жовтня 2008 р., 11-12 листопада 2014 р.),

- V міжнародній науковій конференції «Сучасна біологія рослин : теоретичні та прикладні аспекти» (Харків, 12-13 лютого 2020 р.).

**Об'єм і структура дисертації.** Дисертаційна робота викладена на 185 сторінках друкованого тексту, складається зі вступу, 6 розділів, узагальнення, висновків, списку використаних джерел, додатку. Робота ілюстрована 24 таблицями і 5 рисунками. Список використаних джерел містить 289 найменувань, з них 46 кирилицею та 243 латиницею.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### Огляд наукової літератури

У огляді наукової літератури проаналізовані сучасні дані наукової літератури про фотоперіодичну, генетичну і гормональну регуляцію росту і розвитку рослин. Наведені основні генотипові і фенотипові прояви ефектів генів *E* у сої. Обґрунтована мета і завдання досліджень.

### Матеріали, умови і методи проведення досліджень

**Рослинний матеріал.** Як рослинний матеріал використані ізогенні за генами *E* лінії сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr.) сорту Clark. Ці гени визначають фотоперіодичну чутливість сої і впливають на тривалість фаз онтогенезу за певних фотоперіодичних умов. Ізолінії несуть один або усі три гени *E* у домінантному і/або рецесивному стані (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) та ізолінію з усіма рецесивними генами *E*. Генотипи ізоліній, використаних у дослідженні, наступні – *E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*.

**Методичний підхід.** В основу досліджень покладена наступна робоча гіпотеза. Скорочення фотоперіоду до 9 годин відносно природної його тривалості (на широті Харків, 50°с.ш., 16 годин) та алельний стан генів *E* (домінантний або рецесивний) у генотипі вплине на темпи розвитку, характер ростових процесів і фітогормональний баланс ізогенних за *E*-генами ліній сої. Тому у дослідженні була використана наступна модель: ізолінії сої, створені у генофоні сорту Clark, з генотипами *E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3* вирощували протягом 14 днів за контрастних фотоперіодичних умов – природного 16-годинного і скороченого 9-годинного фотоперіодів.

**Умови і методи дослідження.** Польові досліди проведені у 2006-2012 рр. на експериментальній ділянці кафедри фізіології та біохімії рослин Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна, що знаходиться на території ботанічного саду університету. Сівбу проводили в оптимальні строки для сої у зоні

східного Лесостепу України – I-II декада травня. Кожну лінію вирощували у чотириразовій повторності на ділянках  $1 \text{ м}^2$  з міжряддям 30 см.

Ізолінії від сходів до фази третього справжнього листка вирощували за умов природного довгого дня (на широті Харкова,  $50^\circ$  п.ш., 16 годин). У цю фазу частину рослин піддавали впливу штучно скороченого (9 годин) дня, а іншу частину продовжували вирощувати на довгому дні. Короткий день створювали, затемнюючи рослини світлонепроникними кабінами з 17 до 8 години. Тривалість впливу коротким фотоперіодом складала 14 днів.

Фенологічні спостереження. Відзначали дати настання фенологічних фаз – сходи ( $V_e$ ), утворення першого справжнього листка ( $V_1$ ), утворення третього справжнього листка ( $V_3$ ), повного цвітіння ( $R_2$ ). За цими даними розраховували показник темпу розвитку рослин, який виражається у днях від сходів до повного цвітіння ( $V_e - R_2$ ).

Морфофізіологічні аналізи. У 25 рослин визначали висоту головного пагона, число листків, їх площу і суху масу надземної частини на стадії  $V_3$  і через 7 та 14 днів від початку впливу коротким фотоперіодом. Площу листків визначали прискореним методом визначення площі листової поверхні сільськогосподарських культур із використанням сканера і програми «APFill Ink&Toner Coverage Meter» (Дмитриев, Хуснидинов, 2016). На основі цих показників розраховували асиміляційні індекси – відносну швидкість росту (relative growth rate – RGR), швидкість нет-асиміляції (net assimilation rate – NAR), продуктивність площі листка (leaf area ratio – LAR), питому листову поверхню (specific leaf area – SLA) і масову долю листків (leaf weight ratio – LWR) за (Hunt et al., 2002).

Вміст і активність фітогормонів. Для цих аналізів використовували треті зверху трійчасті листки та апікальні меристеми стебел, які відбирали у 25-30 рослин кожної лінії на довгому і короткому дні на стадії  $V_3$  і через 7 та 14 днів після початку впливу коротким фотоперіодом. Проби загортали у вологу тканинну серветку і фіксували при  $120^\circ\text{C}$  протягом 30 хвилин.

Екстракцію, очищення та ідентифікацію гормонів проводили відповідно за (Савинский и др., 1991). Для визначення вмісту і активності АБК і ІОК використовували хроматографію на силікагелевих пластинках (Silica gel 60 UV254) фірми «Merck Chemicals» (Німеччина). Гормони на хроматограмі ідентифікували за положенням мітчиків-стандартів АБК і ІОК (фірма Sigma-Aldrich, США) при УФ світлі  $\lambda=254$  нм. Аналіз і обробку хроматограм (розрахунок вмісту гормонів в мкг/мл) проводили з використанням програмного забезпечення «TotalLab 1.10» компанії Nonlinear Dynamics (Великобританія). Після розподілу хроматографічні зони АБК та ІОК, що відповідали мітчикам-стандартам, елюювали 96%-м етанолом і використовували для визначення активності гормонів методом біотестів – АБК за інгібуванням проростання насіння гірчиці білої (*Sinapis alba* L.); ІОК за приростом відрізків колеоптилів етиольованих проростків пшениці (Практикум по росту и..., 2001). Вміст ГК визначали у первинному екстракті методом біологічної проби за приростом гіпокотилів гороху сорту Модус (Практикум по росту и..., 2001). В якості стандартів були взяті розчини ГК4 («Serva», Німеччина) з різною концентрацією. Вміст ГК, АБК, ІОК виражали в мкг/г сухої маси рослинного матеріалу, а їх активність – в % до контролю (замість витяжки гормонів

у відповідному біотесті додавали дистильовану воду).

Усі біохімічні аналізи проведені у дво-триразовій повторності. Результати оброблені статистично з використанням стандартних статистичних методів і програмного забезпечення «Microsoft Office Excel 2003». Статистичну значущість різниці по варіантах оцінювали за найменшою істотною різницею ( $HP_{0,05}$ ) методом однофакторного дисперсійного аналізу. В таблицях і на рисунках наведені середні значення та їх стандартні відхилення.

### Результати досліджень та їх обговорення

**Ріст і розвиток ізогенних за генами *E* ліній сої за різних фотоперіодичних умов.** Темпи розвитку рослин. Результати показали (табл. 1), що за довгого фотоперіоду проявлялася різниця між ізогенними лініями за тривалістю вегетативної фази ( $V_e - R_2$ ). За цих умов лінії з домінантними алелями *E*-генів у генотипі (один або всі три) зацвітали пізніше, ніж лінії з рецесивними алелями цих генів. Найпізніше цвітіння наступало у ліній *E1e2e3* і *E1E2E3*, що мають у генотипі *E1* ген. Тобто, на довгому дні фенотипово проявлялися ефекти генів *E* на темпи розвитку сої.

За короткого фотоперіоду усі лінії переходили до цвітіння майже одночасно, але лінії, з домінантним *E1* або зі всіма *E3* генами, пізніше за всіх інших (табл. 1). Короткий фотоперіод зумовив значне прискоренні цвітіння тільки у ліній, які несуть у генотипі домінантний *E1* та всі домінантні *E* гени. За цих умов у ліній з домінантним геном *E2* і *E3* та з усіма рецесивними генами цвітіння наступало практично в ті ж терміни, що і на довгому дні. Найменш чутливою до зміни фотоперіоду виявилася лінія з усіма рецесивними алелями *E*-генів – *e1e2e3*.

Таблиця 1

#### Тривалість періоду сходи-цвітіння ( $V_e - R_2$ ) ізогенних за генами *E* ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, днів (середнє за 2006–2012 роки)

| Генотип лінії | Сходи – цвітіння ( $V_e - R_2$ ), за фотоперіоду |                |                           | Фотоперіодична реакція |
|---------------|--|----------------|---------------------------|------------------------|
|               | 16 годин   | 9 годин        | $\pm$ до 16-годинного дня |                        |
| E1E2E3        | 54,3 $\pm$ 0,2                                   | 43,2 $\pm$ 0,2 | -11,1*                    | Короткоденна           |
| E1e2e3        | 64,5 $\pm$ 0,5                                   | 48,7 $\pm$ 0,2 | -15,8*                    | Короткоденна           |
| e1e2E3        | 50,0 $\pm$ 0,2                                   | 46,8 $\pm$ 0,1 | -3,2                      | Нейтральна             |
| e1E2e3        | 46,0 $\pm$ 0,3                                   | 44,2 $\pm$ 0,2 | -1,8                      | Теж                    |
| e1e2e3        | 45,3 $\pm$ 0,3                                   | 44,8 $\pm$ 0,3 | 0,5                       | Теж                    |

Примітка. \* – різниця між лініями за тривалістю фази на довгому і короткому дні статистично значуща при  $P \leq 0,05$ .

Отже, за швидкістю переходу до цвітіння (у міру збільшення періоду сходи-цвітіння) лінії можна ранжувати наступним чином: *E1e2e3* > *E1E2E3* > *e1e2E3* > *e1E2e3* > (або  $\geq$ ) *e1e2e3*. Це дає підставу вважати, що серед досліджених ліній дві типово короткоденні (КД), а інші фотоперіодично нейтральні (ФПН), що свідчить про адекватність обраної нами моделі меті та задачам досліджень (Юхно,



Жмурко, 2010).

Динаміка ростових процесів. Зміна росту – інтегральний показник перебігу процесів життєдіяльності за взаємодії факторів середовища та внутрішніх метаболічних і регуляторних процесів (Aldams, Lengton, 2005). З цієї точки зору за перебігом ростових процесів можна судити про взаємодію тривалості фотоперіоду та генетичного контролю у їх регуляції. У наших дослідках вивчення динаміки лінійного росту та утворення листків у ізоліній показало, що перед скороченням фотоперіоду у фазу  $V_3$  висота головного пагона і кількість листків на рослині були майже однаковими у всіх ізоліній, але дещо більші вони були у ФПН ліній *ele2E3* і *ele2e3* (табл. 2). Протягом дослідів ці показники зростали у всіх ліній незалежно від тривалості фотоперіоду та генотипу їх за генами *E*. На нашу думку, це відображає онтогенетичні зміни ростових процесів.

Таблиця 2

**Динаміка висоти рослин і кількості листків ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, (середнє за 2006–2012 роки)**

| Фото-пе<br>ріод,<br>год.                                      | Висота рослин (см)<br>за період, днів |           |           | Приріст<br>за 14<br>днів,<br>%** | Кількість листків (шт.) за<br>період, днів |           |         | Приріст<br>за 14<br>днів,<br>%** |
|---|---------------------------------------|-----------|-----------|----------------------------------|--|-----------|---------|----------------------------------|
|   | 0*                                    | 7         | 14        |                                  | 0*   | 7         | 14      |                                  |
| Короткоденна (КД) лінія – генотип <i>E1E2E3</i>               |                                       |           |           |                                  |  |           |         |                                  |
| 16  | 18,0± 0,4                             | 24,8±0,9  | 33,6±1,4  | 86,7                             | 3,2±0,01                                   | 4,7±0,1   | 5,9±0,2 | 84,4                             |
| 9   | 18,0± 0,4                             | 23,2±0,8  | 27,7±0,6  | 53,9***                          | 3,2±0,01                                   | 3,6±0,2   | 4,7±0,2 | 46,9***                          |
| Короткоденна (КД) лінія – генотип <i>E1e2e3</i>               |                                       |           |           |                                  |  |           |         |                                  |
| 16  | 17,9± 0,8                             | 29,1±0,9  | 36,5±1,2  | 103,9                            | 3,4±0,2                                    | 5,0±0,2   | 6,8±0,2 | 100,0                            |
| 9   | 17,9± 0,8                             | 24,5±0,9  | 32,5±1,2  | 81,6***                          | 3,4±0,2                                    | 4,3±0,2   | 5,8±0,2 | 70,6***                          |
| Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1E2e3</i> |                                       |           |           |                                  |  |           |         |                                  |
| 16  | 18,3± 0,7                             | 24,3±0,5  | 32,4±0,8  | 77,0                             | 3,3±0,1                                    | 4,5±0,2   | 5,4±0,1 | 63,6                             |
| 9   | 18,3± 0,7                             | 22,7±0,6  | 31,4±0,4  | 71,6                             | 3,3± 0,1                                   | 4,3±0,2   | 5,2±0,1 | 57,6                             |
| Фотоперіодично нейтральна (ФПН)лінія – генотип <i>e1e2E3</i>  |                                       |           |           |                                  |  |           |         |                                  |
| 16  | 20,2± 0,6                             | 28,1±0,9  | 39,2± 0,9 | 94,1                             | 3,5 ± 0,04                                 | 5,1±0,2   | 6,7±0,2 | 91,4                             |
| 9   | 20,2± 0,6                             | 25,6±0,9  | 33,9±1,0  | 67,8***                          | 3,5±0,04                                   | 4,5±0,2   | 5,9±0,2 | 68,6***                          |
| Фотоперіодично нейтральна (ФПН) лінія – генотип <i>e1e2e3</i> |                                       |           |           |                                  |  |           |         |                                  |
| 16  | 20,7± 0,6                             | 27,2±0,5  | 37,1±0,9  | 79,2                             | 4,0± 0,1                                   | 4,9 ± 0,1 | 6,3±0,2 | 57,5                             |
| 9   | 20,7± 0,6                             | 25,7± 0,4 | 33,5±0,6  | 61,8                             | 4,0± 0,1                                   | 4,5 ± 0,1 | 6,1±0,1 | 52,5                             |

Примітки (тут і далі у таблицях). \* – до початку скорочення фотоперіоду; \*\* – % від показника до початку скорочення фотоперіоду; \*\*\* – різниця з довгим днем статистично значуща при  $P \leq 0,05$ .

За короткого фотоперіоду приріст у висоту головного пагона і кількості листків був значно меншим ніж в умовах довгого фотоперіоду (табл. 2). Однак, у ФПН ліній зниження цих показників під впливом короткого дня виражено менше, ніж у КД ліній, особливо у лінії *e1E2e3*. Отже, короткий фотоперіод пригнічував ростові процеси, але різною мірою у КД і ФПН ліній.

Гальмування коротким фотоперіодом лінійного росту і утворення нових метамерів у досліджуваних ліній, вірогідно, пов'язано зі зменшенням тривалості фотосинтезу за цих умов, а відтак зі зменшенням використання пластичного та енергетичного матеріалу на ростові процеси (Юхно, Полурезова, 2008). Різний рівень перебігу ростових процесів у ізоліній, які різняться за станом генів *E*, може свідчити про залежність цього процесу від генетичного контролю.

Формування біомаси. Структурна маса рослин, як відомо, відображує інтегровано характер біосинтетичних процесів, які відбуваються у рослин за тих чи інших умов довкілля і, зокрема за різного фотоперіоду. За нашими даними суха маса рослин ізоліній до початку впливу коротким фотоперіодом була майже однакова (табл. 3). Протягом дослідів на довгому дні найбільшим приростом сухої маси характеризувалися лінії тільки з *E1*, *E3* та з трьома домінуючими генами *E* у генотипі.

Таблиця 3

**Динаміка формування структурної біомаси у рослин ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду (середнє за 2006–2012 роки)**

| Фотоперіод,<br>години                                   | Суха маса рослини (г) за період, днів |             |             | Зміна приросту<br>за 14 днів, %** |
|---|---------------------------------------|-------------|-------------|-----------------------------------|
|   | 0*                                    | 7           | 14          |                                   |
| Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>              |                                       |             |             |                                   |
| 16  | 1,25 ± 0,08                           | 2,11 ± 0,11 | 3,07 ± 0,13 | 145,6                             |
| 9   | 1,25 ± 0,08                           | 1,55 ± 0,09 | 1,98 ± 0,02 | 58,4***                           |
| Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>              |                                       |             |             |                                   |
| 16  | 1,27 ± 0,18                           | 2,39 ± 0,20 | 3,52 ± 0,29 | 177,2                             |
| 9   | 1,27 ± 0,18                           | 1,68 ± 0,06 | 1,85 ± 0,11 | 45,7***                           |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i> |                                       |             |             |                                   |
| 16  | 1,26 ± 0,05                           | 1,80 ± 0,19 | 2,97 ± 0,24 | 135,7                             |
| 9   | 1,26 ± 0,05                           | 1,66 ± 0,12 | 2,80 ± 0,22 | 122,2                             |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i> |                                       |             |             |                                   |
| 16  | 1,42 ± 0,03                           | 2,69 ± 0,14 | 4,03 ± 0,14 | 167,8                             |
| 9   | 1,42 ± 0,03                           | 2,30 ± 0,11 | 3,08 ± 0,17 | 116,9***                          |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i> |                                       |             |             |                                   |
| 16  | 1,53 ± 0,09                           | 2,09 ± 0,09 | 3,31 ± 0,07 | 116,3                             |
| 9   | 1,53 ± 0,09                           | 1,92 ± 0,09 | 2,90 ± 0,03 | 89,9***                           |

На короткому дні у КД ліній цей показник протягом дослідів практично не змінювався – збільшився в середньому всього на 52% від початкового рівня цього показника. У ФПН ліній короткий день, навпаки, менше пригнічував нагромадження сухої маси рослин, тому вона зростала значно більше, ніж у КД ліній, приблизно на 90–122% від початкового рівня. У КД ліній були найвищі показники приросту сухої маси на довгому дні і найнижчі – на короткому. У ФПН ліній, особливо у ліній *e1E2e3* і *e1e2e3*, тривалість фотоперіоду незначно впливала на утворення структурної маси.

Отже, за рівнем зниження біосинтетичних процесів ізоліній за *E*-генами сої під

впливом короткого фотоперіоду можна розташувати наступним чином:  $E1E2E3 > E1e2e3 > e1e2E3 > e1e2e3 > e1E2e3$ . Це свідчить про залежність утворення структурної біомаси від генотипу ліній за генами *E* (Юхно, Жмурко, 2010).

**Асиміляційні показники.** Інтегральним показником реакції рослин на умови середовища, в тому числі і фотоперіодичні умови, є відносна швидкість росту (RGR), яка характеризує відносну швидкість акумуляції органічної речовини за одиницю часу. Наші дані показали, що під впливом як довгого, так і короткого фотоперіоду відбувалося збільшення цього показника до кінця досліду у всіх ліній. Однак, за довгого дня найбільш значне підвищення було у ліній *E1E2E3* і *e1E2e3*, а за короткого дня – *E1E2E3*, *e1E2e3* і, особливо, *e1e2E3* (рис. 1 А).

Високий рівень RGR може характеризувати уповільнення лінійного росту стебла, що узгоджується з отриманими нами даними. Це може бути пов'язано з підготовкою рослин до переходу в генеративну фазу у КД ліній під впливом короткого дня, а у ФПН ліній під впливом, як короткого, так і довгого дня.

Величина нетто-асиміляції (NAR) є важливим елементом продукційного процесу і характеризує швидкість накопичення сухої органічної речовини на одиницю листової поверхні рослин за одиницю часу. За нашими даними у перший тиждень досліду NAR була вище на довгому дні у КД ліній *E1E2E3*, *E1e2e3*. Але у ФПН ліній *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3* майже однаковою на довгому і на короткому дні. За другий тиждень досліду NAR значно зростала, особливо на довгому дні (рис. 1 Б).

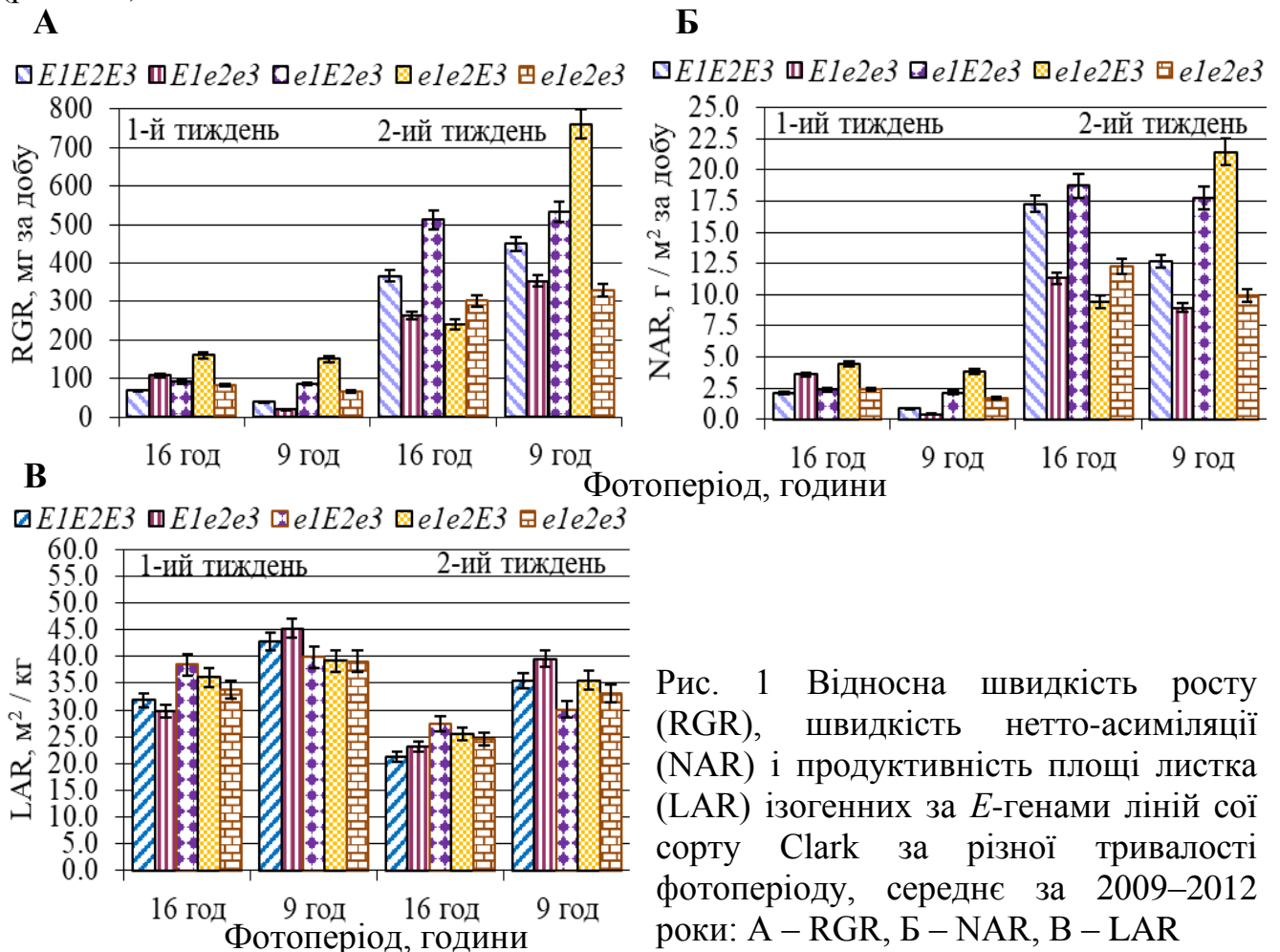


Рис. 1 Відносна швидкість росту (RGR), швидкість нетто-асиміляції (NAR) і продуктивність площі листка (LAR) ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2009–2012 роки: А – RGR, Б – NAR, В – LAR

Скорочення фотоперіоду призводило до зниження рівня NAR у порівнянні з рівнем на довгому дні, особливо у КД ліній. Виключенням була лінія *ele2E3*, у якої на короткому дні NAR була значно вище, ніж на довгому (рис. 1 Б). NAR в основному характеризує чистий приріст вуглецю, асимільованого у фотосинтезі, з урахуванням втрат вуглецю (на дихання, виділення) на одиницю площі листка. Тому високі значення NAR можуть бути обумовлені збільшенням швидкості фотосинтезу, що вірогідно пов'язане з перерозподілом асимілятів на користь фотосинтетичного апарату.

Індекс LAR характеризує продуктивність роботи листкового апарату, а відтак він може показати її залежність від фотосинтезу. Наші дані показали, що за довгого дня LAR у всіх ліній за перший тиждень досліду була нижче, ніж за короткого, що свідчить про більш ефективну роботу фотосинтетичного апарату рослини за умов довгого дня (рис. 1 В). За другий тиждень досліду LAR знизилась у всіх ліній незалежно від фотоперіоду. Однак таке зниження було більшим на довгому дні, що можна пояснити інтенсивнішим збільшенням кількості листків і їх площі у досліджуваних ліній на довгому дні, ніж на короткому (рис. 1 В). Слід зазначити, що при порівнянні LAR у досліджуваних ліній протягом досліду, воно на довгому дні було вище у ФПН ліній (найбільше у лінії *ele2E3*), а на короткому дні, навпаки, у КД ліній (рис. 1 В). Така різниця в динаміці LAR у КД і ФПН ліній, можливо, пов'язана з тим, що продуктивність роботи асиміляційного апарату (LAR), в свою чергу, визначається двома показниками – питомою площею листків (SLA) і масовою долею листків (LWR) (Sirtautas et al., 2011).

Величина SLA представляє собою площу фотосинтетичної поверхні, що утворюється на одиницю сухої маси листків рослини. Цей показник демонструє ефективність, з якою рослина використовує свої фотосинтетичні ресурси. За перший тиждень досліду, SLA була вище за умов скороченого 9-годинного фотоперіоду (рис. 2 А), що підтверджує літературні дані про підвищення SLA за умови низької інтенсивності світла (Caliskan et al., 2010). Проте така закономірність була характерна тільки для КД ліній (*E1E2E3*, *E1e2e3*).

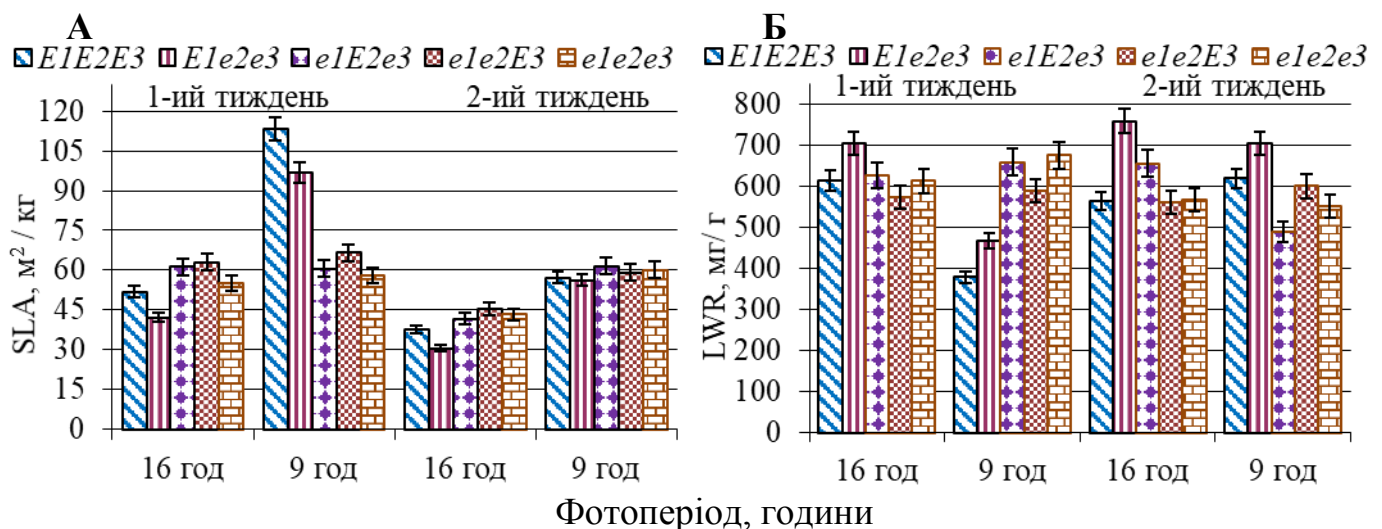


Рис. 2 Питома листкову поверхня (SLA) і масова доля листків (LWR) ізогенних за *E*-генами ліній сої сорту Clark за різної тривалості фотоперіоду, середнє за 2009–2012 роки: А – SLA, Б – LWR

У ФПН ліній показники SLA за впливу як довгого, так і короткого фотоперіодів були майже однакові. До закінчення досліду на довгому дні SLA знижувалась у всіх ліній, а на короткому дні зниження, причому значне (приблизно у 2 рази), цього показника було тільки у КД ліній (рис. 2 А).

Показник LWR характеризує частку асимілятів, що витрачаються на створення біомаси листків відносно загальної біомаси рослин. Результати наших дослідів показали, що за перший тиждень цей показник на довгому дні у КД ліній *E1E2E3*, *E1e2e3* був вище, а у ФПН ліній майже такий як на короткому дні (рис. 2 Б). Вірогідно, що у КД ліній скорочення фотоперіоду призводить до зменшення частки асимілятів на формування листків, порівняно до неї на довгому дні впродовж першого тижня досліду. Надалі LWR під впливом короткого фотоперіоду у КД ліній підвищувався, а у ФПН ліній, навпаки трохи знижувався (рис. 2 Б).

Таким чином, асиміляційні показники функціонування листкового апарату досліджуваних ліній визначалися генотипом ізоліній та зміною тривалості фотоперіоду. При цьому, у досліджуваних ізолінії сої, залежно від їх фотоперіодичної реакції, вірогідно, наявна різна стратегія формування і функціонування асиміляційного апарату в умовах скороченого фотоперіоду. Можливо, у КД ліній стратегія формування проявляється в утворенні більш тонкої листкової пластинки, або зниженні щільності тканин мезофілу, або у їх поєднанні, що відображається у збільшенні показника SLA. Це, швидше за все, залежить від того, що листки утворюють менше біомаси на одиницю площі, що характеризує зменшення у них показника LWR під дією короткого дня. У ФПН ліній значення показників SLA і LWR на довгому та короткому дні приблизно однакові, що, швидше за все, свідчить про те, що у них вже за перший тиждень скорочення фотоперіоду відбувається перебудова мезоструктури листка. Такі зміни можуть призводити до збільшення кількості клітин мезофілу на одиницю площі листка і сприяти підтримці швидкості фотосинтезу на приблизно такому ж рівні, як і за умов довгого дня.

***Вміст і співвідношення фітогормонів у листках ізогенних за генами E ліній сої.*** Вміст і активність фітогормонів та їх співвідношення у листках сої можуть визначати рівень регуляторної здатності фітогормонального комплексу за різного фотоперіоду та генетичного контролю генами *E* (Conti, 2017).

***Вміст ІОК.*** У двох КД ліній вміст ІОК на короткому дні був значно нижче, ніж на довгому. У ФПН ліній, навпаки, скорочення фотоперіоду призвело до більшого накопичення ІОК, в порівнянні з показниками на довгому дні (табл. 4).

***Вміст ГК.*** Вплив довгого фотоперіоду викликав збільшення вмісту ГК у листках всіх досліджуваних ліній за перший тиждень досліду, далі у ФПН ліній з *e1* і/або *e3* в генотипі (*e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*) він продовжував збільшуватись, а у КД ліній, що мають *E1* ген у генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*), навпаки, значно зменшувався (табл. 4). Скорочення фотоперіоду призвело до більш стрімкого зростання вмісту ГК за перший тиждень порівняно з показниками на довгому дні. Далі вміст ГК зростав тільки у ліній з *E1* і/або *E3* генами (КД лінії *E1E2E3*, *E1e2e3*, ФПН лінія *e1e2E3*), а у двох інших – *e1E2e3*, *e1e2e3* – знижувався (табл. 4).

***Вміст АБК.*** У ліній, що мають *E1* і/або *E3* гени у генотипі – КД лінії *E1E2E3*, *E1e2e3*, ФПН лінія *e1e2E3* – на 7 день досліду рівень АБК на короткому дні був значно вище, ніж на довгому, а в кінці досліду, навпаки, нижче. У двох інших ліній,

з *e1* та *e3* у генотипі (ФПН лінії *e1E2e3*, *e1e2e3*), дані показники були приблизно однакові як на довгому, так і на короткому дні (табл.4).

Таблиця 4

**Вміст фітогормонів в листках ізогенних за генами *E* ліній сої, мкг/г сухої речовини (середнє за 2010-2012 роки)**

| Днів досліджу   | Вміст ІОК  |          | Вміст АБК |           | Вміст ГК |           |
|---|------------|----------|-----------|-----------|----------|-----------|
|   | Фотоперіод |          |           |           |          |           |
|   | 16 годин   | 9 годин  | 16 годин  | 9 годин   | 16 годин | 9 годин   |
| Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>              |            |          |           |           |          |           |
| 0 днів*   | 8,5±0,6    | 8,5±0,6  | 0,88±0,04 | 0,88±0,04 | 3,7±0,4  | 3,7±0,4   |
| 7 днів  | 11,5±0,8   | 9,4±0,7  | 1,53±0,1  | 3,16±0,2  | 46,3±1,4 | 66,0±1,9  |
| 14 днів   | 9,9±0,6    | 5,3±0,4  | 2,25±0,1  | 1,61±0,1  | 8,6±0,9  | 84,6±2,3  |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | 16.4       | -37.6*** | 157.1     | 83.7***   | 133.3    | 2183.3*** |
| Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>              |            |          |           |           |          |           |
| 0 днів*   | 7,7±0,5    | 7,7±0,5  | 0,69±0,03 | 0,69±0,03 | 11,0±0,9 | 11,0±0,9  |
| 7 днів  | 12,7±1,0   | 9,3±0,8  | 0,94±0,1  | 2,58±0,1  | 43,7±1,1 | 50,7±1,7  |
| 14 днів   | 11,8±0,9   | 6,3±0,4  | 1,97±0,1  | 1,31±0,1  | 24,1±0,8 | 74,7±2,1  |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | 53.8       | -17.8*** | 186.4     | 90.9***   | 120.1    | 582.1***  |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i> |            |          |           |           |          |           |
| 0 днів*   | 9,0±0,7    | 9,0±0,7  | 0,91±0,1  | 0,91±0,07 | 24,9±1,1 | 24,9±1,1  |
| 7 днів  | 8,0±0,6    | 7,1±0,6  | 2,52±0,1  | 2,97±0,1  | 36,8±1,2 | 68,1±1,9  |
| 14 днів   | 6,5±0,4    | 7,5±0,7  | 1,60±0,1  | 1,73±0,1  | 43,5±1,6 | 51,6±1,8  |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | -27.9      | -16.2    | 75.0      | 89.5      | 74.8     | 107.3     |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i> |            |          |           |           |          |           |
| 0 днів*   | 14,5±1,0   | 14,5±1,0 | 0,65±0,04 | 0,65±0,04 | 3,6±0,2  | 3,6±0,2   |
| 7 днів  | 12,1±0,9   | 14,7±1,1 | 1,38±0,1  | 3,34±0,2  | 4,6±0,7  | 27,8±0,9  |
| 14 днів   | 9,3±0,7    | 11,5±0,8 | 1,96±0,1  | 0,88±0,1  | 27,0±0,9 | 71,9±2,0  |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | -36.0      | -20.8*** | 200.3     | 33.8***   | 643.2    | 1878.6*** |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i> |            |          |           |           |          |           |
| 0 днів*   | 10,5±0,9   | 10,5±0,9 | 0,75±0,03 | 0,75±0,03 | 19,0±1,0 | 19,0±1,2  |
| 7 днів  | 10,3±0,8   | 6,9 ±0,5 | 2,36±0,1  | 2,56±0,1  | 37,7±1,3 | 74,5±2,4  |
| 14 днів   | 9,1±0,7    | 8,7±0,6  | 1,15±0,1  | 1,25±0,1  | 41,5±1,3 | 47,8±1,6  |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | -13.7      | -17.0    | 52.8      | 66.7      | 118.7    | 152.0     |

Баланс фітогормонів у листках. На початку досліджу всі лінії характеризувалися тим, що вміст ІОК приблизно в 10-20 разів перевищував вміст АБК, що обумовило високе співвідношення ІОК/АБК. Протягом 2-х тижневого експерименту спостерігалось зниження даного співвідношення у всіх ліній,

незалежно від тривалості дня (рис. 3 А). Це відбувалося, в основному, за рахунок накопичення АБК (табл. 4).

Вміст ГК на початку досліді також перевищував вміст АБК, тому всі лінії характеризувалися відносно високими значеннями співвідношення цих фітогормонів – від 4 (лінія *E1E2E3*) до 27 (лінія *e1E2e3*).

Під впливом довгого фотоперіоду за перший тиждень співвідношення ГК/АБК у КД ліній значно зростало (в 3–7 разів), а у ФПН ліній, навпаки, знижувався, приблизно, в 2 рази (рис. 3 Б). За наступний тиждень спостерігалася зворотна динаміка цього співвідношення у досліджуваних ліній. Скорочення фотоперіоду до 9 годин супроводжувалося підвищенням співвідношення ГК /АБК у всіх ліній, але більш за все у ліній з *E1* і *E3* в генотипі - КД лінії (*E1E2E3*, *E1e2e3*) і ФПН лінії *e1e2E3* (рис. 3 Б). Більшою мірою це було обумовлено накопиченням ГК в листках (табл. 4). Таким чином, скорочення фотоперіоду призводить до накопичення ГК і зниженню вмісту ІОК та АБК у листках ліній, що мають *E1* і / або *E3* гени у генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1e2E3*).

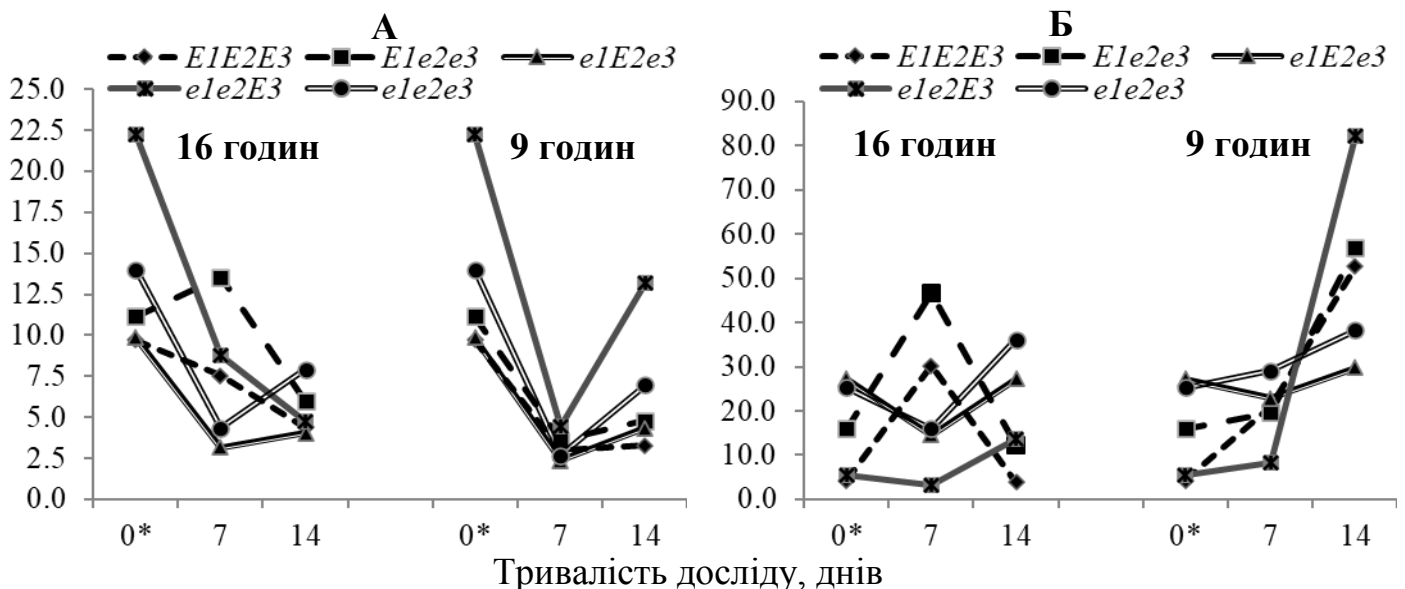


Рис. 3 Співвідношення вмісту фітогормонів у листках ізогенних за генами *E* ліній сої, середнє за 2010-2012 роки: А – ІОК / АБК, Б – ГК / АБК

У двох ФПН ліній, що мають *e1* і *e3* гени у генотипі (*e1E2e3*, *e1e2e3*) відбувалося накопичення ГК і АБК, а вміст ІОК, навпаки, знижувався в листках приблизно однаково, як на довгому, так і на короткому дні. Зниження співвідношення ІОК/АБК призводить, швидше за все, до уповільнення ростових процесів і зняття апікального домінування, а підвищення співвідношення ГК/АБК, може свідчити про включення фотоперіодично залежного механізму ГК-опосередкованої регуляції ініціації цвітіння.

**Вміст і співвідношення фітогормонів у АМС ізогенних за генами *E* ліній сої. Вміст фітогормонів.** На довгому дні у обох КД ліній, що мають *E1* ген у генотипі, вміст ІОК у АМС протягом досліді поступово зростає (табл. 5). Короткий фотоперіод зумовив збільшення (в середньому у 2 рази) вмісту ІОК у АМС цих ліній через 7 днів, а далі, навпаки, зниження (в 2,5–3,5 рази) цього показника (табл. 5).

**Вміст фітогормонів у АМС ізогенних за генами *E* ліній сої, мкг/г сухої маси  
(середнє за 2010-2012 роки)**

| Дні досліджу  | Вміст ІОК  |          | Вміст АБК |           | Вміст ГК |          |
|---|------------|----------|-----------|-----------|----------|----------|
|   | Фотоперіод |          |           |           |          |          |
|   | 16 годин   | 9 годин  | 16 годин  | 9 годин   | 16 годин | 9 годин  |
| Короткоденна лінія – генотип <i>E1E2E3</i>              |            |          |           |           |          |          |
| 0 днів*   | 4,1±0,2    | 4,1±0,2  | 0,97±0,05 | 0,97±0,05 | 1,3±0,06 | 1,3±0,06 |
| 7 днів  | 5,3±0,3    | 8,1±0,6  | 1,17±0,06 | 1,46±0,07 | 1,7±0,07 | 10,7±0,9 |
| 14 днів   | 6,2±0,4    | 3,3±0,1  | 1,7±0,08  | 2,15±0,10 | 9,9±0,9  | 23,4±1,2 |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | 52.6       | -18.7    | 75.3      | 121.6     | 688.0    | 1768.0   |
| Короткоденна лінія – генотип <i>E1e2e3</i>              |            |          |           |           |          |          |
| 0 днів*   | 5,2±0,4    | 5,2±0,4  | 0,78±0,04 | 0,78±0,04 | 5,5±0,2  | 5,5±0,2  |
| 7 днів  | 5,5±0,4    | 11,0±1,0 | 0,97±0,06 | 1,33±0,06 | 4,7±0,3  | 29,9±1,3 |
| 14 днів   | 6,7±0,5    | 3,2±0,1  | 1,63±0,07 | 2,03±0,09 | 14,7±1,1 | 32,6±1,3 |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | 28.0       | -39.9    | 109,0     | 160,3     | 169.7    | 498.2    |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1E2e3</i> |            |          |           |           |          |          |
| 0 днів*   | 5,1±0,3    | 5,1±0,3  | 1,07±0,06 | 1,07±0,06 | 4,7±0,3  | 4,7±0,3  |
| 7 днів  | 4,4±0,2    | 4,6±0,3  | 1,45±0,07 | 2,03±0,09 | 16,9±1,1 | 26,1±1,3 |
| 14 днів   | 5,8±0,4    | 12,9±1,0 | 1,97±0,08 | 2,14±0,10 | 19,6±1,2 | 27,2±1,3 |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | 13.8       | 152.2    | 84,1      | 100,0     | 316.0    | 478.7    |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2E3</i> |            |          |           |           |          |          |
| 0 днів*   | 5,3±0,4    | 5,3±0,4  | 0,79±0,04 | 0,79±0,04 | 8,2±0,6  | 8,2±0,6  |
| 7 днів  | 2,9±0,1    | 5,6±0,4  | 1,21±0,06 | 1,71±0,07 | 23,6±1,3 | 26,4±1,3 |
| 14 днів   | 6,6±0,5    | 9,5±0,6  | 1,4±0,07  | 1,96±0,08 | 33,6±1,4 | 36,4±1,4 |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | 24,0       | 77,7     | 77,2      | 148,1     | 309.9    | 343.8    |
| Фотоперіодично нейтральна лінія – генотип <i>e1e2e3</i> |            |          |           |           |          |          |
| 0 днів*   | 6,4±0,4    | 6,4±0,4  | 0,93±0,05 | 0,93±0,05 | 2,6±0,08 | 2,6±0,08 |
| 7 днів  | 2,6±0,1    | 6,2±0,4  | 1,33±0,06 | 1,62±0,07 | 11,8±0,8 | 14,0±1,0 |
| 14 днів   | 8,1±0,6    | 12,4±1,0 | 1,63±0,07 | 1,83±0,08 | 16,2±1,0 | 19,6±1,2 |
| Зміна вмісту за 14 днів, %**                            | 27.9       | 95.8     | 75,3      | 96,8      | 522.7    | 651.9    |

У ФПН ліній на довгому дні вміст ІОК в АМС знижувався протягом перших семи днів досліджу, особливо у ліній з *e2* геном у генотипах *e1e2E3* і *e1e2e3* (у 2–2,5 рази), а далі, навпаки, відбувалося значне накопичення ІОК в АМС ФПН ліній, особливо у ліній з *e2* геном (у 2,3–3,2 рази). За короткого фотоперіоду підвищення вмісту цього гормону було більше, ніж на довгому дні, і спостерігалось тільки за



другий тиждень дослід, особливо у ліній *ele2e3* і *e1E2e3* ( у 2 і 2,8 рази відповідно) (табл. 5).

Вміст ГК у АМС ліній поступово збільшувався протягом дослід за обох фотоперіодів. Однак, на довгому дні вміст ГК був менше ніж на короткому дні, особливо у КД ліній *E1E2E3*, *E1e2e3* та ФПН лінії *e1E2e3* (табл. 5). У ФПН ліній *ele2E3*, *ele2e3* вміст ГК був майже однаковим за обох фотоперіодів. Отже у цих ліній тривалість фотоперіоду майже не впливала на синтез ГК у АМС.

Динаміка вмісту АБК в АМС була подібною у всіх ліній протягом дослід, незалежно від тривалості фотоперіоду: відбувалося поступове його підвищення на довгому і на короткому дні. Однак скорочення фотоперіоду сприяло більшому накопиченню АБК в АМС у порівнянні з ним на довгому дні (табл. 5). За умов довгого фотоперіоду підвищення вмісту АБК в АМС у всіх ліній було поступовим, а при скороченні фотоперіоду – зростало вже протягом перших семи днів дослід.

Баланс фітогормонів у АМС. На початку дослід в АМС співвідношення ІОК/АБК було в 2-3 рази нижче, ніж в листках, але все одно вміст ІОК перевищував вміст АБК (рис. 4 А). За умов довгого дня спочатку у всіх ліній, окрім КД лінії *E1E2E3*, співвідношення ІОК/АБК знижувалося, особливо у ФПН ліній – в 3-3,5 рази, а далі у КД ліній воно продовжувало знижуватися, переважно за рахунок накопичення АБК. У ФПН ліній, навпаки, підвищувалося за рахунок накопичення ІОК. Скорочення фотоперіоду на початку дослід призвело до значного підвищення співвідношення ІОК/АБК у КД ліній, що обумовлено накопиченням ІОК в АМС. У ФПН ліній, навпаки, це відношення знижувалося, проте менш значно, ніж на довгому дні (рис. 4 А). Подальший вплив короткого дня призвів до протилежної динаміки співвідношення ІОК / АБК в АМС КД і ФПН ліній (рис. 4 А).

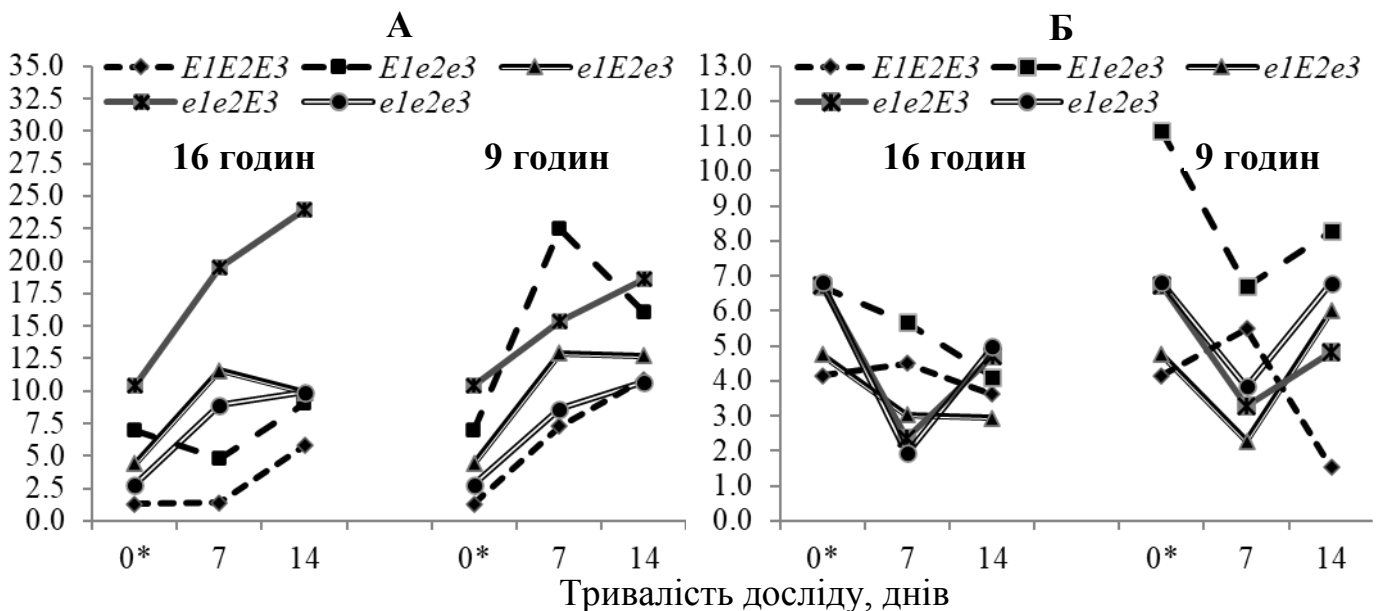


Рис. 4 Співвідношення вмісту фітогормонів у АМС ізогенних за генами *E* ліній сої, середнє за 2010-2012 роки: А – ІОК / АБК, Б – ГК / АБК

Під впливом довгого фотоперіоду відношення ГК / АБК підвищувалось протягом дослід у всіх ліній, але найбільшим воно було у ФПН лінії *ele2E3*, а найменшим – у КД лінії *E1E2E3* (рис. 4 Б). За умов короткого фотоперіоду у всіх

ліній співвідношення ГК / АБК також зростало, однак найбільше зростання (при майже найнижчому рівні серед усіх ліній) відбувалося у КД лінії *E1E2E3* (рис. 4 Б).

Таким чином, за умов короткого фотоперіоду у ліній з *E1* і/або *E3* геном в генотипі (*E1E2E3*, *E1e2e3*, *e1e2E3*) в АМС відбувається практично вирівнювання вмісту ІОК і АБК при значному підвищенні ГК. У ліній з генами *e1* і *e3* в генотипі (*e1E2e3* і *e1e2e3*) гормональний баланс в АМС зсувається у бік більшого накопичення ГК і ІОК (приблизно в однаковій мірі), причому незалежно від фотоперіодичних умов. Можливо, це пов'язано з тим, що високий рівень ГК в АМС необхідний для зниження меристематичної активності і перетворення вегетативної меристеми у флоральну. Разом з цим, у всіх ФПН ліній критичним для переходу до цвітіння є накопичення ІОК в АМС, що можливо пов'язано з тим, що саме цей гормон визначає репродуктивну компетентність рослин цих ліній.

### УЗАГАЛЬНЕННЯ

Наші дані у зіставленні з літературними (Жмурко, 2009) дають підставу стверджувати, що соя культурна вельми поліморфна за реакцією на фотоперіод. Наші дані розширюють це уявлення тим, що цей поліморфізм визначається генами *E* (Юхно, Жмурко, 2010).

Нами показано, що ростові процеси, асиміляційна здатність листків пов'язані з тривалістю фотоперіоду і, вірогідно, підлягають генетичному контролю *E*-генами (Юхно, Жмурко, 2010; Юхно, 2020). Це значно розширює існуючі уявлення щодо генетичного контролю морфофізіологічних процесів у сої культурної на фоні різних фотоперіодичних умов.

Отримані результати підтверджують наше припущення, що тривалість фотоперіоду впливає на баланс гормонів в листках і апексах ізогенних за генами *E* ліній сої, приводячи до зміни співвідношення ІОК, ГК і АБК, що, у підсумку, пов'язано з характером динаміки ростових процесів і швидкістю переходу до цвітіння (Юхно, Жмурко, 2014; Юхно, Жмурко, 2016; Yukhno, Zhmurko, 2019). При цьому, характер цих змін в значній мірі визначається станом генів *E*, в основному, *E1/e1* і *E3/e3*, що є закономірним, адже ці гени відіграють важливу роль у регуляції цвітіння сої. Так, ген *E1* кодує транскрипційний фактор *B3*, що на довгому дні є репресором генів *GmFT2a* і *GmFT5a* гомологів *FT*, продукти яких виступають в ролі флорального стимулу за фотоперіодичної індукції у сої (Xia et al., 2012). За скороченого фотоперіоду не відбувається експресії цього гену. За рахунок цього, ізолінії з геном *E1* у генотипі затримують цвітіння на довгому дні, тобто мають короткоденну фотоперіодичну реакцію (Thakare et al., 2020). Ген *E3* є гомологом гена *PHYA* арабідопсису і регулює циркадний годинник, а також експресію генів *GmFT2a* і *GmFT5a* (Watanabe et al., 2009), за рахунок чого лінія *e1e2E3* серед ФПН ліній є найбільш чутливою до тривалості фотоперіоду і пізніше за інших переходить до фази цвітіння як на довгому, так і на короткому дні (Юхно, Жмурко, 2010).

Таким чином, гени *E* можуть реалізовувати свої ефекти на ріст і розвиток ізоліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) через взаємодію з гормональною системою, зокрема, впливаючи на фітогормональний статус.

## ВИСНОВКИ

У роботі наведені результати нового вирішення задачі щодо фітогормональних і генетичних механізмів регуляції росту і розвитку сої за різного фотоперіоду. Уперше показана залежність інтенсивності ростових процесів, формування біомаси і динаміки асиміляційних показників від стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у ізогенних ліній сої сорту Clark за різного фотоперіоду. Встановлена модифікуюча дія короткого фотоперіоду на прояв ефектів генів *E* відносно вмісту ІОК, ГК і АБК, а також їх балансу в листках та апікальних меристемах стебла досліджуваних ізогенних ліній.

1. З'ясовано, що досліджувані лінії різняться за реакцією на скорочення фотоперіоду. Серед них виявлені короткоденні – КД (генотипи *E1E2E3*, *E1e2e3*), які прискорювали розвиток на короткому дні, і фотоперіодично нейтральні – ФПН (генотипи *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2e3*), які не змінювали темпи розвитку залежно від тривалості фотоперіоду.

2. Встановлено, що динаміка формування вегетативної маси, лінійного росту, формування листкового апарату ізогенних за генами *E* ліній сої залежить від їх генотипу за цими генами і тривалості фотоперіоду. У КД ліній, що мають *E1* ген у генотипі, ці показники під впливом короткого дня знижувались інтенсивніше, ніж у ФПН ліній, що мають *e1* у генотипі.

3. Асиміляційні показники функціонування листкового апарату досліджуваних ліній визначалися генотипом та зміною тривалості фотоперіоду. За скорочення фотоперіоду у КД ліній ці зміни проявляються більш значно, ніж у ФПН ліній.

4. У листках досліджуваних ліній під впливом короткого фотоперіоду зменшувався вміст ІОК і підвищувався вміст й активність ГК порівняно з показниками за довгого фотоперіоду. Вміст і активність АБК у листках ліній різнилися залежно від генотипу за генами *E* та тривалості дії коротким фотоперіодом.

5. У АМС вміст ІОК під впливом короткого фотоперіоду за перші 7 днів його дії підвищувався у всіх ліній, але на період завершення дослідів у КД ліній цей показник знижувався, а у ФПН ліній, навпаки, зростав, порівняно до нього на довгому фотоперіоді. Вміст ГК і АБК у АМС всіх досліджуваних ліній, незалежно від стану генів *E*, в умовах короткого фотоперіоду був вищим, ніж в умовах довгого фотоперіоду.

6. Тривалість фотоперіоду та генотип ліній за генами *E* залежно від їх алельного стану (домінантний/рецесивний) визначають співвідношення вмісту фітогормонів у листках та АМС. Динаміка цього співвідношення змінювалась протягом досліджуваного періоду, як під впливом довгого, так і короткого дня, що пов'язано з онтогенетичними змінами фітогормонального статусу рослин та фізіолого-біохімічною адаптацією рослин до фотоперіодичних умов.

7. Зміни у фітогормональному балансі за контрастних фотоперіодичних умов (довгий і короткий фотоперіод) у досліджуваних ліній, залежно від їх генотипу за генами *E*, вірогідно, пов'язані з генетичним контролем регуляції фітогормонами росту і розвитку сої.

## СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Публікації у фахових виданнях України:

1. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Темпи розвитку та ростові процеси у ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за умов різного фотоперіоду. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2010. Вип. 11, № 905. С. 217–223. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
2. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика активности и содержания ИУК в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в процессе фотопериодической индукции. *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2014. Вип. 23, № 1129. С. 36–43. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
3. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Динамика абсцизовой кислоты в листьях и апикальных меристемах стебля изогенных по генам *E* линий сои в условиях разной продолжительности фотопериода. *Физиология растений и генетика*. 2016. Т. 48, № 2. С. 167–177. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
4. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Юхно Ю. Ю., Попова Ю. В., Самойлов А. М., Тимошенко В. Ф., Васильченко М. С., Шулік В. В., Зубрич О. І. Ефекти генів фотоперіодичної чутливості і потреби в яровизації на фізіолого-біохімічні процеси у рослин пшениці м'якої та сої культурної. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрями розвитку : зб. наук. праць*. Київ, 2017. С. 187–196. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та статистичній обробці результатів досліджень).

### Наукові праці, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації у зарубіжних спеціалізованих виданнях:

5. Жмурко В. В., Авксентьева О. А., Зубрич А. И., Юхно Ю. Ю., Самойлов А. М. Эффекты генов фотопериодической чувствительности (*PPD* и *EE*) и потребности в яровизации (*VRN*) на физиолого-биохимические процессы у растений. *Buletinul Academiei de Ştiinţe a Moldovei. Ştiinţele vieţii*. 2011. No. 3 (315). P. 72–79. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
6. Yukhno Yu. Yu., Zhmurko V. V. Effects of photoperiod and maturity genes on plant hormone balance in the leaves and shoot apical meristems in soybean isogenic lines. *The Actual Problems of the World Today : col. monograph. London*, 2019. Vol. 1. P. 61–76. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

**Наукова праця, яка додатково відображає наукові результати дисертації:**

7. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активність ауксинів та абсцизинів у листках ізогенних за генами *EE* ліній сої (*Glycine max* (L.) Merr.) за різних фотоперіодичних умов. *Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку*. 2009. С. 649–654. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

**Наукові праці апробаційного характеру за темою дисертації:**

8. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Пасека А. В. Вплив фотоперіоду на темпи розвитку і ростові процеси ізогенних ліній сої (*Glycine max*) // Наукові основи збереження біотичної різноманітності : матеріали VIII Наукової конференції молодих учених, 5–6 листопада 2007 р., Львів, 2007. С. 154–155. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
9. Юхно Ю. Ю., Пасека А. В. Влияние фотопериода на активность фитогормонов в листьях изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine Max* L.) // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали II Міжнародної конференції молодих учених, 19–21 листопада 2007 р., Харків, 2007. С. 236–237. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
10. Zhmurko V. V., Avksentyeva O. A., Zubrich A. I., Yuhno Y. Y., Samoylov A. M. Effects of genes *VRN* and *PPD* of wheat (*Triticum aestivum* L.) and *EE* soybean (*Glycine max* /L./ Merr) on carbohydrates, phytohormones and N<sub>2</sub>-fixation. *Physiologia Plantarum*. 2008. Vol. 133, No 3. P.169. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи та статистичній обробці результатів досліджень).
11. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Активность гиббереллинов и ауксинов в листьях изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.) в условиях разного фотопериода // Регуляція росту і розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти : матеріали Міжнародної наукової конференції, 13–15 жовтня 2008 р., Харків, 2008. С. 62–63. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
12. Юхно Ю. Ю., Полурезова М. А. Влияние фотопериода на рост изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* L.) // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали III Міжнародної конференції молодих учених, 18–21 листопада 2008 р., Харків, 2008. С. 265–266. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).
13. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Гормональный баланс изогенных по генам *EE* линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в условиях разной продолжительности фотопериода // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології : матеріали I Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених, 23–26 лютого 2009 р., Донецьк, 2009. С. 335–337. (Здобувач брала участь

в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

14. Юхно Ю. Ю., Жорняк Ю. В. Влияние фотопериода на фотосинтетическую деятельность и продуктивность изогенных по генам *EE* линий сои // Наукові прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів : матеріали XI Конференції молодих вчених, 22–24 червня 2010 р., Київ, 2010. С. 206–210. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.
15. Жмурко В. В., Авксентьева О. О., Зубрич О. І., Щоголев А. С., Юхно Ю. Ю. Особливості фізіолого-генетичних механізмів трофічної, фотохромної та фітогормональної регуляції темпів розвитку рослин. *Укр. біохім. журн.* 2010. Т. 82, № 4 (додаток 1). С. 130–131. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.
16. Юхно Ю. Ю., Малышко А. С. Формирование и продуктивность ассимиляционного аппарата изогенных по *E*-генам линий сои в процессе фотопериодической индукции // Биология растений и біотехнологія : материалы Первой конференции молодых ученых с международным участием, 5–7 октября 2011 г., Белая церковь, 2011. С. 50. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.
17. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В. Изменение активности фитогормонов в листьях изогенных по *E*-генам линий сои (*Glycine max* (L.) Merr.) в процессе фотопериодической индукции // Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий : материалы докладов VII Съезда Общества физиологов растений России, 4–10 июля 2011 г., Нижний Новгород, 2011. С. 786–787. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.
18. Юхно Ю. Ю., Линецкая И. В. Эффекты *E*-генов на активность фитогормонов в листьях сои в процессе фотопериодической индукции // Біологія: від молекули до біосфери : матеріали VII Міжнародної конференції молодих вчених, 20–23 листопада 2012 р., Харків, 2012. С. 215–216. *(Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі результатів досліджень)*.
19. Юхно Ю. Ю., Авксентьева О. А. Самостоятельная работа студентов в рамках курса «Физиология и биохимия растений» в Харьковском национальном университете имени В. Н. Каразина // Фізіологія рослин у системі сучасних біологічних знань та наук : матеріали науково-методичного семінару, 20 березня 2013 р., Харків, 2013. С. 65–68. *(Здобувач брала участь в аналізі та обговоренні результатів досліджень)*.
20. Юхно Ю. Ю., Жмурко В. В., Линецкая И. В. Содержание и активность ИУК в листьях и апикальных меристемах у изогенных по генам *E* линий сои в разных фотопериодических условиях // Регуляція росту та розвитку рослин: фізіолого-біохімічні і генетичні аспекти : матеріали III Міжнародної наукової конференції, 11–12 листопада 2014 р., Харків, 2014. С. 44–45. *(Здобувач брала*

участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

21. Юхно Ю. Ю. Ассимиляционные индексы изогенных по генам *E* линий сои в разных фотопериодических условиях // Сучасна біологія рослин: теоретичні та прикладні аспекти : V Міжнародна наукова конференція, 12–13 лютого 2020 р. : тези доп. Харків, 2020. С. 22–24. (Здобувач брала участь в експериментальній частині роботи, аналізі та обговоренні результатів досліджень).

## АНОТАЦІЯ

Юхно Ю. Ю. Ріст, розвиток та фітогормональний статус ізогенних за *E*-генами ліній сої за різного фотоперіоду. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.12 – фізіологія рослин. – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна Міністерства освіти і науки України. – Харків, 2021.

У дисертації показана залежність темпів розвитку, інтенсивності ростових процесів, формування біомаси і динаміки асиміляційних показників від алельного стану генів *E* (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі ізогенних за цими генами ліній сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr), сорту Clark за різного фотоперіоду.

Вперше виявлено відмінності характеру впливу довгого (16 годин) і короткого (9 годин) фотоперіоду на вміст, активність і співвідношення фітогормонів (ІОК, ГК і АБК) у листках і апікальних меристемах стебла ізоліній сої, що дозволило з'ясувати зміни балансу між їх накопиченням, відтоком та/або гідролізом під впливом фотоперіоду різної тривалості. Ефекти як довгого, так і короткого фотоперіодів залежали від стану *E* генів (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) у генотипі, що свідчить про взаємозв'язок генетичного і фітогормонального контролю розвитку сої. Встановлена модифікуюча дія короткого фотоперіоду на прояв ефектів *E* генів відносно вмісту, активності і балансу фітогормонів у досліджуваних ізоліній. Сформульоване нове положення щодо можливої реалізації ефектів *E* генів на ріст та розвиток сої через взаємодію з гормональною системою, зокрема, через вплив на фітогормональний статус рослин. Результати дослідження можуть стати підґрунтям для розробки нових методів та агроприйомів регуляції темпів розвитку рослин сої.

**Ключові слова:** сої культурної (*Glycine max* (L.) Merr), короткий і довгий фотоперіод, *E* гени, ріст, темпи розвитку, фітогормональний баланс, АБК, ІОК, ГК.

## ABSTRACT

Yukhno Yu. Yu. Growth, development and phytohormonal status of soybean isogenic by *E*-genes lines under different photoperiod. – Manuscript.

Thesis for a Candidate Degree in Biology: Speciality 03.00.12 – Plant Physiology. – V. N. Karazin Kharkiv National University of the Ministry of Education and Science of Ukraine. – Kharkiv, 2021.

The dissertation work is devoted to find out the patterns of growth and assimilation processes, the phytohormonal status of soybean isogenic by *E*-genes lines (*Glycine max*

(L.) Merr) cv. Clark under different photoperiod influence. The effects of individual *E*-genes (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) on the development rate, the intensity of growth and assimilation processes, the content, activity and ratio of phytohormones (IAA, GA and ABA) in the leaves and the stems apical meristems (SAM) of soybean isolines have been studied under different photoperiodic conditions.

The aim of the study was to find out the effect of the photoperiod duration on the growth, development, morphogenesis, activity, content and balance of phytohormones in the leaves and stems apical meristems in isogenic by *E*-genes soybean lines. The following tasks were to establish the effect of different photoperiod duration on the rate of transition to flowering of isogenic lines, the dynamics of morphophysiological processes in isolines, the content, activity and balance of phytohormones in leaves and stems apical meristems of isolines; to find out the connection between phytohormonal balance and the allelic state of *E* genes of isogenic soybean lines at different photoperiods.

All experiments used isogenic by *E* genes lines of soybean (*Glycine max* (L.) Merr), created in the genotype of cv. Clark – short-day (genotypes *E1E2E3*, *E1e2e3*) and day-neutral (genotypes *e1E2e3*, *e1e2E3*, *e1e2E3*).

Phenological observations have shown the dependence of the development rate on the allelic state of the *E* genes (*E1 / e1*, *E2 / e2*, *E3 / e3*) in the genotype of soybean isolines at different photoperiodic conditions. Thus, in a long photoperiod, the difference in the duration of the vegetative phase (Ve - R2) between isogenic lines was manifested. Under these conditions, lines with dominant alleles of *E*-genes in the genotype (one or all three) have been flowering later than lines with recessive alleles of these genes. The latest flowering occurred in the lines *E1e2e3* and *E1E2E3*, which have *E1* gene in the genotype. That is, the effects of *E* genes on the rate of soybean development were phenotypically manifested in a long day.

Morphophysiological studies of the intensity of growth processes, the formation of biomass and the dynamics of assimilation indices have shown the dependence of the intensity of these processes on the photoperiod duration and the allelic state of *E* genes in the genotype of isolines. During the experiment, these indicators increased in all lines, regardless of the photoperiod duration and their genotype by *E* genes. However, in the short photoperiod, the increase in the main stem height and the number of leaves, as well as the accumulation of dry mass was much smaller than in the long photoperiod. During the studied ontogenetic period (two weeks) in all isolines, regardless of the genotype by *E*-genes and the duration of the photoperiod, the assimilation processes increased. The RGR and NAR under the short day decreased in the first week and then increased in the second week of the experiment. The degree of change in the indices varied depending on the isolate genotype by *E*-genes. The LAR and LWR were lower under the short day in SD lines. These indices were the same in the ND lines under short and long day. Under the short photoperiod the SLA in SD lines was higher, and in ND lines it was practically the same for both photoperiods.

For the first time, differences in the effect of long (16-hour) and short (9 hours) photoperiod on the content, activity and ratio of phytohormones (IAA, GA and ABA) in the leaves and the stem apical meristems (SAM) of soybean isolines have been detected. This helped to clarify the changes in the balance between phytohormone accumulation, outflow and / or hydrolysis under the influence of different photoperiod durations. It was



shown that the effects of both long and short photoperiods depended on the state of *E* genes (*E1/e1*, *E2/e2*, *E3/e3*) in the genotype, which indicates the relationship between genetic and phytohormonal control of soybean development. The modifying effect of the short photoperiod on the *E* genes effects on the content of IAA, GA and ABA, as well as their balance in the leaves and SAM of soybean isolines has been established. A new thesis has been formulated about the possible realization of the *E* genes effects on the soybean growth and development through interaction with the hormonal system through influence on the phytohormonal status of plants. The results of the study can be the basis for the development of new methods and agricultural techniques for regulating the rate of soybean development.

**Key words:** soybean (*Glycine max* (L.) Merr), long and short photoperiod, *E* genes, growth, the development rate, phytohormonal status, IAA, ABA, GA.